Genetisk variation mellan populationer och inom bon hos gråmyran (Formica cinerea) i Mellansverige och Finland

KARIN LINDSTRÖM & SVEN-ÅKE BERGLIND

Lindström, K. & Berglind S.-Å.: Genetisk variation mellan populationer och inom bon hos gråmyran (*Formica cinerea*) i Mellansverige och Finland. (Genetic variation between populations and within nests of *Formica cinerea* (Hymenoptera, Formicidae) in central Sweden and in Finland.) - Ent. Tidskr. 116 (4):161-168. Uppsala, Sweden 1995. ISSN 0013-886x.

The genetic differentiation among 14 populations of *Formica cinerea* Mayr in central Sweden and in Finland was calculated from differences in allozyme frequencies. There are clear differences between some of the populations. However, no clear pattern in genetic differentiation was detected between populations in central Sweden or in Finland, nor between the countries, even if there is a small tendency for the central Finnish populations to cluster together. The lack of clear geographical patterns in genetical differentiation was probably due to small sample sizes and/or little variation in the 8 investigated enzyme systems. The relatedness within the nests was estimated from three populations. The relatedness was found to be low in two populations (<0.2; 95% conf. limit: -0.09-0.11 and -0.21-0.16 respectively) and high at one locality (0.8; 95% conf. limit: 0.5-1.0). The results suggest that two different reproductive strategies exist within the species. Some populations appear to have one reproductive queen per nest whereas in other populations there are several. The genetic distance between two closely situated populations (5 km apart) with different reproductive strategies was large (Nei's genetic distance = 0.2). Within most populations, closely situated nests showed a higher degree of relatedness to each other than to more distant nests, suggesting that new colonies are formed by females after limited dispersal, or by budding from the mother nest.

K. Lindström & S.-Å. Berglind, Uppsala University, Dept. of Genetics, Programme in Conservation Biology, Box 7003, S-750 07 Uppsala, Sweden. (*Present address: Uppsala University, Dept. of Zoology, Villavägen 9, S-755 36 Uppsala, Sweden.)*

Inledning

Genetisk variation mellan och inom myrpopulationer

Genetiska olikheter mellan populationer av myror kan, liksom hos andra djur, uppstå på i princip tre olika sätt: genom nya mutationer, genetisk drift, d.v.s. att isolerade populationer får olika genetisk sammansättning av slumpvisa skäl, eller selektion. Om någon av populationerna passerat ett stadium med mycket liten populationsstorlek kan den genetiska driften få stor effekt, då det låga antalet individer gör att förändringarna får större genomslag (s.k. flaskhalseffekt). Utveckling av genetiska olikheter (genetisk differentiering) mellan populationer motverkas av genflöden genom spridning av individer. Endast ett litet antal migrerande individer krävs för att motverka att genetiska skillnader uppstår. Genom att mäta genetiska skillnader, eller genetisk distans, mellan olika populationer är det möjligt att få en uppfattning om graden av spridning mellan populationerna (Nei 1987). Detta är av betydelse ur t.ex. naturvårdssynpunkt, då isolerade populationer löper större risk att dö ut.

Genom att mäta släktskapen inom familjer och mellan individer i en population, går det också att dra slutsatser om parningssystem och spridning *inom* populationen. Tidigare studier har visat att det går att urskilja minst två olika reproduktionsstrategier hos myror. Den första strategin innebär att fortplantningen sker genom att drottningar och hanar parar sig i för populationen gemensamma

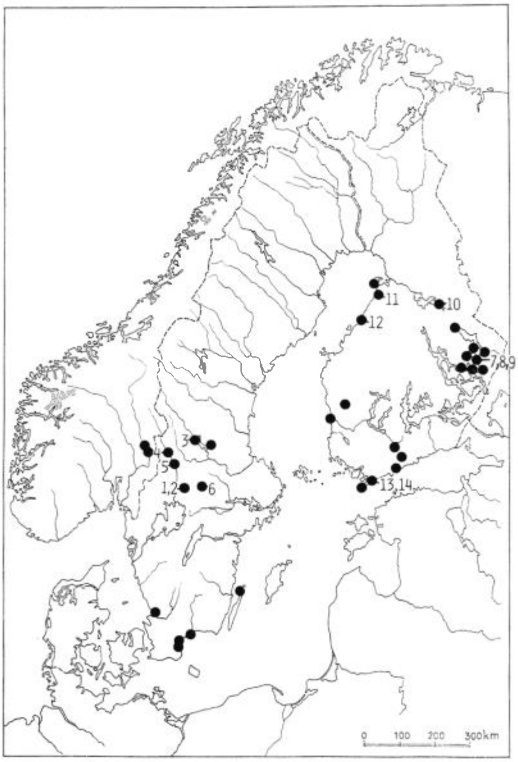


Fig. 1. Gråmyrans utbredning i Fennoskandien (från Kilpiäinen et al. 1977 och Berglind 1995a). Prover har tagits från numrerade lokaler. 1) Brattforsheden-1, 2) Brattforsheden-2, 3) Mora, 4) Klarabro, 5) Ambjörby, 6) Hällefors, 7) Kontiolahti-1 (Jaamankangas), 8) Kontiolahti-2 (Hoytinen), 9) Kontiolahti-3 (Hirviniemi), 10) Sotkamo (Hiukan), 11) Siikajoki (Tauvo), 12) Kalajoki, 13) Hanko-1 (Tvärminne), 14) Hanko-2 (Koverhar).

*The distribution of **Formica cinerea** in Fennoscandia (from Kilpiäinen et al. 1977 and Berglind 1995a). Samples have been taken from the numbered localities.*

svärmar, varefter drottningarna sprider sig och bildar nya kolonier på egen hand. Den alternativa strategin innebär att nya drottningar stannar kvar i moderkolonin och att nya kolonier så småningom bildas genom avknoppning från den gamla (Rosengren & Pamilo 1983). De olika strategierna leder till olika grad av genetisk differentiering inom populationen och inom bon. Då drottningarna parar sig i svärmar blandas olika genotyper, och de genetiska skillnaderna inom populationen blir små. I det senare fallet, då nya kolonier bildas genom avknoppning, blir närbelägna bon mer besläktade med varandra. Om nya drottningar stannar kvar i moderboet blir släktskapen mellan arbetarmyror inom boet jämförelsevis låg. Släktskapen mellan arbetarmyror inom bon sjunker även vid ett ökat antal parningar för drottningen. Ur evolutionär synpunkt är graden av släktskap inom bon en intressant variabel. Den ovanligt höga grad av släktskap som oftast finns mellan arbetarmyror i samma bo är, enligt teorin om s.k. "kin selection", en bidragande orsak till utvecklingen av myrornas altruistiska beteende och sociala levnadssätt (Hamilton 1964, Trivers & Hare 1976, Rosengren & Pamilo 1983).

Gråmyran, *Formica cinerea* Mayr, är en föga studerad och i Sverige fläckvist förekommande art som lever på sandmarker. Genom att undersöka genetiska skillnader både mellan och inom populationer hos gråmyran skulle man kunna få information om isoleringsgrad, parningssystem och hur nya bon bildas. Då arten är rödlistad (se nedan) kan det även vara av intresse att se om någon av populationerna är genetiskt unik. Ur naturvårdssynpunkt är det av betydelse att bevara all den genetiska variationen inom arten.

Gråmyran

Gråmyran lever på glest gräsbevuxna sandmarker, ofta i dynområden. Den förekommer med lokalt stora populationer i Sydsverige och med sju isolerade populationer i Mellansverige (Fig. 1). De isolerade populationerna anses vara reliktförekomster från början av den postglaciala värmeperioden, som varade från ca 7000-500 f. Kr. (se Tjeder 1953). Flertalet av dessa mellansvenska populationer är mycket små och isolerade med 3–10 mil till närmaste annan gråmyrepopulation. Undantag utgör Brattforsheden i Värmland där två närbelägna populationer finns, och Bonäsfältet i Dalarna som består av minst nio delpopulationer, sannolikt i form av en metapopulation. I Norge är gråmyran mycket sällsynt medan den i Finland är mera spridd (Fig. 1). I Danmark är arten väl utbredd bland kustdyner på Jylland. Gråmyrans totala utbredning sträcker sig från Nordeuropa till Pyreneerna, norra Italien och vidare till Ural (Collingwood 1979).

Gråmyran anses vara värmekrävande och/eller konkurrenssvag och finns endast på väl solexponerade platser som befinner sig i tidig succes-



*Fig. 2. Karin Lindström under insamling av gråmyror vid lokal 1 i Mellansverige. Bohål på sporadiskt trafikerad skogsväg, bevuxen med hårbjörnmossa (**Polytrichum piliferum**), i ett mindre dynområde. Värmland, Brattforsheden, Mohedarna, 5.5 1994. Foto: S.-Å. Berglind.*

*Karin Lindström collecting **Formica cinerea** at locality 1, central Sweden. Nest holes on a sparsely used forest road, with rich occurrence of the moss **Polytrichum piliferum**, in a small dune area. Brattforsheden, province of Värmland.*

sionsfas (Fig. 2–3, 5–6). Bohålen byggs i sand och inom en lokal är bon tätt aggregerade. Trots att gråmyran totalt sett är sällsynt i Fennoskandien, kan den lokalt vara dominerande.

Arten är i Sverige rödlistad och förs under kategori 4 (hänsynskrävande) (Ehnström et al. 1993). Hotet mot gråmyran utgörs framförallt av igenväxning och igenplantering av öppna sandområden (Berglind 1995a). Nyligen har praktiska vårdåtgärder utförts för att bevara hotade populationer på Brattforsheden (Berglind 1995b).

Målsättningen med denna studie var att undersöka genetiska skillnader mellan och inom populationer samt grad av släktskap inom bon hos gråmyran i Mellansverige och Finland. Då inga genetiska undersökningar av arten tidigare ägt rum hade undersökningen karaktären av en pilotstudie, där en relativt enkel metod (enzymelektrofores) utprovades.

Material och metoder

Levande arbetarmyror samlades in från 14 lokaler under sommaren 1994 (Tab. 1). Proven från Brattforsheden togs från de två kända lokalerna, vid Mohedarna (=Brattfors 1) respektive Skäftdalen (=Brattfors 2). Avståndet mellan dem är 4,5 km (Berglind 1995b). Provet från Mora (Bonäsfältet) togs från bara en av de minst nio kända delpopulationerna, den i sandtaget 500 m S om Frostkitt. Vid de övriga tre svenska provlokalerna togs proven från de enda populationerna. För närmare platsangivelse av svenska och finländska gråmyrelokaler, se Berglind (1995a) resp. Kilpiäinen et al. (1977).

Från varje lokal togs 6-30 arbetarmyror per bohål från sammanlagt 10-40 bohål. För att undvika att ta flera prov från samma bo togs proven från bohål belägna >0.5 m ifrån varandra. Avståndet mellan bohålen noterades. Myrorna samlades i



Fig. 3. Lokal 4 för gråmyran i Mellansverige. Sydorienterad vägskärning med stenig-grusig sand nära Klarälven. Värmland, Sysslebäck, Klarabro, juli 1989. Foto: S.-Å. Berglind.

*Locality 4 for **Formica cinerea** in central Sweden. South-oriented road-cut, with stony-gravelly sand, close to the river Klarälven in the province of Värmland.*

plastpåsar tillsammans med sand och fuktig mossa (Fig. 2.). Påsarna förvarades svalt till dess att analysen skulle utföras.

Som metod för att undersöka den genetiska variationen användes enzymelektrofores (för presentation, se t. ex. Stille & Douwes 1981). Myrornas bakkropp avlägsnades, och den resterande delen sköljdes innan infrysning för att undvika att enzymerna skulle inaktiveras av myrsyra. Ca 5 myror per bohål mosades individuellt i 15 ml vatten. Proteinerna separerades i stärkelsegel med spänningen 4 V/cm i ca 14 timmar. Gelerna färgades sedan för sammanlagt åtta enzymsystem enligt standardrecept (Hillis & Moritz 1990). De enzymsystem som detekterades var 6-PGD, ACO, EST (uv) och PGK (uv) för vilka Tris-Citrat buffert användes vid separeringen (Varvio & Pamilo 1980) samt MDH, IDH, PGI och PEP för vilka en Tris-Citrat-EDTA buffert användes (Hillis & Moritz 1990).

Utifrån resultatet av enzymelektroforesen beräknades frekvenser av olika enzymvarianter (alleler) för bohål och populationer. Med hjälp av allelfrekvenserna beräknades det genetiska avståndet mellan olika grupper. Det mått som använts är Nei's genetiska distans (för vidare definition se Nei 1987). De genetiska skillnaderna mellan populationerna beräknades och analyserades med klusteranalys, vilket i princip innebär att populationer med liknande allelfrekvenser placeras i samma grupp. Beräkningarna utfördes med hjälp av dataprogrammet BIOSYS (Swofford & Selander 1989).

Släktskapen inom bon beräknades utifrån skillnader i enzymvariation med hjälp av programmet GENREL 95 (Pamilo 1990). Med släktskap menas den andel av individernas arvsmassa (genom) som är gemensam.

Resultat

Populationernas allelfrekvenser för de enzymer som uppvisade variation anges i Tab. 1. De enzymer som inte uppvisade någon variation analyserades inte vidare. Polymorfa loci (med mer än en variant) hittades för enzymerna PEP, PGI och 6-PGD. Resultatet av infärgningarna av PGK (uv) var svårtolkat och har därför ej tagits med i beräkningarna.

Vad gäller genetiska skillnader mellan populationerna, visar klusteranalysen att det inte finns någon tydlig korrelation mellan genetiskt och geografiskt avstånd (Fig. 4). Det finns således inga uppenbara skillnader mellan svenska och finländ-

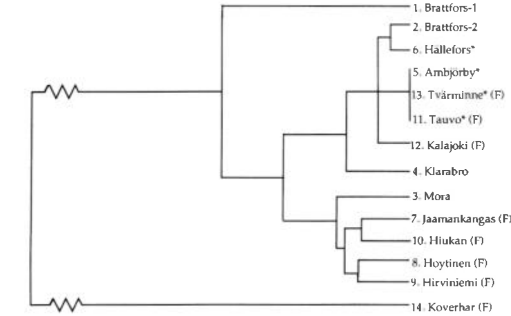


*Fig. 4. Klusteranalys av genetisk distans (Nei 1987) mellan de 14 undersökta lokalerna. Populationer som skiljs av en liten genetisk distans är grupperade inom samma kluster. Finländska populationer är markerade (F), populationer utan variation är markerade *.*

*Cluster analysis of the genetic distance (Nei 1987) between the 14 investigated localities. Populations separated by a small genetic distance are placed within the same cluster. Finnish populations are marked (F), populations without variation are marked *.*

Tab. 1. Allelfrekvenser för påträffade allelvarianter (slow, medium, fast) hos de undersökta populationerna (1-14), och antal analyserade individer för varje enzym (n).

Allele frequencies of detected alleles (slow, medium, fast) for the analysed populations (1-14), and number of analysed individuals for each enzyme (n).

Enzym:	PEP				6-PGD			PGI		
Lokal: /Allel:	s	m	f	(n)	s	m	(n)	s	m	(n)
1. Brattfors-1	0.04	0.96	0.00	(82)	0.12	0.88	(58)	0.00	1.00	(66)
2. Brattfors-2	0.01	0.99	0.00	(64)	0.01	0.99	(49)	0.00	1.00	(34)
3. Mora	0.06	0.94	0.00	(17)	0.00	1.00	(15)	0.00	1.00	(11)
4. Klarabro	0.00	1.00	0.00	(45)	0.00	1.00	(41)	0.02	0.98	(41)
5. Ambjörby	0.00	1.00	0.00	(55)	0.00	1.00	(53)	0.00	1.00	(35)
6. Hällefors	0.00	1.00	0.00	(49)	0.02	0.98	(43)	0.00	1.00	(43)
7. Jaamankangas	0.10	0.90	0.00	(25)	0.00	1.00	(12)	0.02	0.98	(25)
8. Hoytinen	0.10	0.90	0.00	(46)	0.01	0.99	(43)	0.00	1.00	(50)
9. Hirviniemi	0.08	0.90	0.02	(18)	0.00	1.00	(13)	0.00	1.00	(20)
10. Hiukan	0.12	0.88	0.00	(53)	0.00	1.00	(48)	0.02	0.98	(61)
11. Tauvo	0.00	1.00	0.00	(15)	0.00	1.00	(15)	0.00	1.00	(15)
12. Kalajoki	0.02	0.98	0.00	(16)	0.00	1.00	(14)	0.00	1.00	(16)
13. Tvärminne	0.00	1.00	0.00	(58)	0.00	1.00	(48)	0.00	1.00	(41)
14. Koverhar	0.43	0.57	0.00	(88)	0.04	0.96	(69)	0.00	1.00	(62)

ska populationer. Vissa populationer från centrala Finland tenderar att grupperas ihop, men resultatet är inte entydigt. Analysen visar däremot att stora genetiska skillnader kan förekomma mellan närliggande populationer. En finsk population, nr 14, hade en starkt avvikande genetisk sammansättning jämfört med population nr 13, fem km därifrån (Nei's genetiska distans = 0.2). Samma mönster, om än inte lika tydligt, fanns även mellan de två närbelägna Brattforspopulationerna (Nei's genetiska distans = 0.06). Den genetiska distansen mellan övriga populationer var jämförelsevis liten.

Endast ett fåtal populationer uppvisade tillräcklig variation för att ge en säker uppskattning av släktskapen inom bon. Prover från de tre närliggande lokalerna 7, 8 och 9, med liknande allelfrekvenser, kombinerades och räknades som en population i en av beräkningarna för att öka provstorleken och därmed minska osäkerheten. I de två populationerna 1 respektive 7, 8 och 9 var graden av släktskap inom bon låg, mindre än 0.16 (95% konf. int: -0.09-0.11 resp. -0.21-0.16). I population nr 14 var släktskapen mellan individer i samma bohål hög, i genomsnitt 0.8 (95% konf. int.: 0.5-1.0).

Den genetiska variationen var för låg för att beräkna genetisk differentiering inom populationer (mellan bohål), men resultaten tyder på att genetiskt närbesläktade individer ofta påträffas nära varandra inom populationen. I de fall där en ovanlig allel påträffats finner man ofta samma allel även i omgivande bon.

Diskussion

En ur naturvårdssynpunkt särskilt intressant fråga är om de mellansvenska reliktpopulationerna av gråmyra skiljer sig genetiskt från varandra och/eller från de i vissa fall större och mera sammanhängande populationerna i Finland. Denna studie har inte påvisat några uppenbara skillnader i allelfrekvenser mellan de mellansvenska respektive finländska populationerna, och inga unika alleler har påträffats. I förhållande till de mellansvenska populationerna tenderar vissa av de finländska att grupperas ihop, men resultatet av klusteranalysen är ingalunda entydigt. I hög grad bidragande till detta kan vara de små provstorlekarna och den låga variationen i de undersökta enzymsystemen.



Fig. 5. Lokal 11 för gråmyran i Finland. Glest gräsbevuxna sanddyner som delvis bundits av en matta av hårbjörnmossa. I förgrunden syns en typisk, grov bogång av gråmyrorna. Siikajoki (Tauvo), juli 1994. Foto: Pekka Pamilo.

*Locality 11 for **Formica cinerea** in Finland. Sand dunes sparsely overgrown with grasses and the moss **Polytrichum piliferum**. In the front, a typical nest passage made by the ants.*

Två arter med delvis likartad reliktutbredning och som delvis förekommer sympatriskt med gråmyran i Sverige är såpörten (*Gypsophila fastigata*) och sandödlan (*Lacerta agilis*). För såpörten har demonstrerats klara skillnader i allelfrekvenser för vissa enzymer mellan metapopulationerna på Öland och vid Mora (Prentice 1992). Främst har skillnaderna gällt närvaro/frånvaro av alleler snarare än skillnader i frekvenser för de gemensamma allelerna. Intressant nog uppvisar Morapopulationerna "förlust" av alleler i förhållande till de på Öland, vilket kan förklaras med mera begränsad tillgång på lämpliga habitat. Däremot finns relativt liten differentiering mellan populationer *inom* de båda metapopulationerna (Prentice 1992). Beträffande sandödlan har pilotförsök gjorts med enzymelektrofores, men detta visade sig vara en alltför trubbig metod för att påvisa variation. Däremot har tillräcklig variation påvisats med hjälp av s.k. mikrosatelliter (upprepade DNA-sekvenser), och det står klart att det finns klara genetiska skillnader mellan t.ex. populationerna på Brattforsheden och Bonäsfältet (Annica Gullberg, pers. medd.).

För gråmyran påvisade denna studie, något oväntat, en hög grad av genetisk differentiering mellan två närbelägna finländska populationer, nr 13 och 14. En liknande tendens men inte lika tydlig visar även de närbelägna Brattforspopulationerna 1 och 2. Differentieringen kan rent generellt sett ha uppkommit på flera sätt. En möjlighet är genom selektion: om en ovanlig genotyp gett en selektiv fördel på vissa platser, och på så sätt spridits inom populationen. I regel brukar man dock betrakta elektroforetiskt detekterbara alleler som selektivt neutrala, åtminstone tills dess att motsatsen påvisats (Nei 1987). De stora genetiska skillnaderna skulle bättre kunna förklaras med den s.k. flaskhalseffekten: om endera eller båda populationerna passerat ett stadium med liten populationsstorlek, kan stora genetiska skillnader ha uppkommit mellan populationerna under en relativt kort tidsperiod (se t.ex. Nei 1987). För att de stora genetiska skillnaderna ska ha kunnat bestå efter flaskhalsen måste de nämnda populationerna ha varit i stort sett helt isolerade från varandra, trots det relativt begränsade avståndet.

Den låga variationen i de undersökta enzymsystemen försämrade möjligheterna att beräkna graden av släktskap mellan arbetarmyror i samma bo. Förutsättningen för beräkningen är att tillräcklig variation finns inom populationen. Ju mindre variationen är inom populationen desto större är sannolikheten att obesläktade individer har samma genotyp. Osäkerheten i beräkningarna kan då endast minskas genom ett större prov. I tre av populationerna var det trots allt möjligt att beräkna graden av släktskap mellan arbetarmyror i samma bo. I en av de finländska populationerna, nr 14, befanns släktskapen mellan arbetarmyror inom samma bo vara hög, nära det teoretiska medelvärdet 0.75, som finns mellan arbetarmyror med en gemensam drottning som parat sig en gång. Den osedvanligt höga släktskapen som normalt finns mellan arbetarmyror beror på att hanarna hos myror, liksom hos övriga sociala steklar, är haploida (med enkel genuppsättning), och vidarebefordrar hela sitt genom till sin avkomma. Syskon bland myror har alltså hela faderns, och i medeltal hälften av moderns, genom gemensamt. Hos arter där båda könen är diploida (med dubbel genuppsättning), nedärvs endast halva genomet från var förälder.

För populationerna nr 1 respektive kombinationen av nr 7, 8 och 9 var släktskapen mellan ar-



Fig. 6. Lokal 12 för gråmyran i Finland. Gräsbevuxna sanddyner vid Bottenviken. Kalajoki, juli 1994. Foto: Pekka Pamilo.

*Locality 12 for **Formica cinerea** in Finland. Sand dunes with sparse vegetation of grasses. The Baltic Sea, Kalajoki.*

betarmyror inte lika hög. En lägre släktskap blir resultatet om bohålen t. ex. har flera drottningar. Graden av släktskap mellan arbetarmyror minskar då kraftigt, även om drottningarna sinsemellan är besläktade. En låg släktskap mellan myror i samma bo kan också orsakas av att arbetarmyror flyttar sig fritt mellan bon, eller om drottningen parat sig med flera hanar. Tidigare studier av myror har visat att det är relativt vanligt att flera drottningar delar samma bo (Keller 1995), vilket också har demonstrerats för arter inom släktet *Formica* (Pamilo & Rosengren 1984). Den låga släktskapen mellan arbetarmyror från samma bo i de två sistnämnda populationerna, kan antas bero på att bona bebos av flera reproducerande drottningar. Det verkar alltså som om gråmyran i vissa populationer har ensamma drottningar, och i andra flera drottningar per bohål. Förekomsten av olika strategier inom en och samma art är inte helt ovanligt och har tidigare beskrivits för två arter inom släktet *Formica* (Pamilo & Rosengren 1984). En förklaring till att drottningar delar samma bohål kan t.ex. vara att tillgången på habitat är begränsad (Keller 1995).

En reproduktionsstrategi som innebär att nya drottningar stannar kvar i gemensamma bohål har i tidigare studier kunnat kopplas till ett levnadssätt där nybildningen av kolonier sker framförallt genom avknoppning (Pamilo & Rosengren 1984). Detta ger upphov till ett mönster där närbesläktade bohål påträffas nära varandra. Den detekterbara genetiska variationen i materialet var dock för liten för att med statistisk säkerhet beräkna i hur hög grad närliggande bohål var släkt. De tendenser vi kan se i den befintliga variationen tyder dock på att närbelägna bon i högre grad verkar vara besläktade med varandra än slumpvis utvalda bon inom populationen. Detta skulle isåfall tyda på att nya kolonier bildas genom avknoppning, eller att närliggande bohål tillhör samma bo. Note-

ras bör, att även i populationen med en drottning i varje bohål (nr 14) verkar bon med samma alleltyp vara knutna till samma del av lokalen.

För att bättre kartlägga den genetiska variationen inom och mellan populationer av gråmyror och komma vidare med berörda frågeställningar behövs troligen en metod med bättre upplösning. Ett alternativ till enzymelektrofores vore att använda sig av mikrosatelliter. Metoden har, som tidigare nämnts, använts med gott resultat för kartläggning av genetisk variation hos sandödla.

Tack

Varmt tack till: Pekka Pamilo för ovärderlig hjälp vid laboratorie- och analysarbete, insamling av finska myror och granskning av manuskriptet; Henrik Pärn för uppmuntran och granskning av manuskriptet; Björn Cederberg för information om gråmyrans utbredning i Dalarna; Per Douwes för värdefulla synpunkter på manuskriptet och hjälp att hitta lokaler på Öland och i Skåne som tyvärr inte kom med i det slutgiltiga arbetet p. g. a. tekniska missöden; Annica Gullberg för preliminär information om sandödlornas genetik och granskning av manuskriptet; Maarit Jaarola för kloka synpunkter på en sen version av manuskriptet; samt alla de gråmyror som fallit offer för vetenskapen.

Referenser

Berglind, S.-Å. 1995a. Formica cinerea Mayr, gråmyra. Artfaktablad. Uppsala (ArtDatabanken).

Berglind, S.-Å. 1995b. Röjning gör livet ljusare för gråmyran (Formica cinerea) på Brattforsheden i Värmland. - Ent. Tidskr. 116 (1-2): 21-25.

Collingwood, C.A. 1979. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. - Fauna Ent. Scand. 8: 1-174.

Ehnström, B., Gärdenfors, U. & Lindelöw, Å. 1993. Rödlistade evertebrater i Sverige 1993. Uppsala (Databanken för hotade arter).

Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I & II. - J. Theoret. Biol. 7: 1-16.

Hillis, D.M. & Moritz, C. 1990. Molecular Systematics. Sunderland Massachusetts USA (Sinauer Associates, Inc Publishers).

Hölldobbler, B. & Wilson, E. 1977. The number of queens: An important trait in ant evolution. - Naturwissenschaften 64: 8-15.

Keller, L. 1995. Social life: the paradox of multiple-queen colonies. - Trends in Ecology and Evolution 10 (9): 355-360.

Kilpiäinen, A., Valkeila, E., Vesajoki, H. & Wuorenrinne, H. 1977. Samettimuurahainen Soumessa (Notes on the ant Formica cinerea Mayr in Finland). - Luonnon Tutkija 81: 129-133.

Nei, M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. New York (Colombia University Press).

Pamilo, P. 1982. Genetic differentiation within subdivided populations of Formica ants. - Evolution 37: 1010-1022.

Pamilo, P. 1990. Comparison of relatedness estimators. - Evolution 44: 1378-1382.

Pamilo, P. & Crozier, R.H. 1982. Measuring genetic relatedness in natural populations: methodology. - Theor. Pop. Biol. 21: 171-193.

Pamilo, P. & Rosengren, R. 1984. Evolution of nesting strategies of ants: genetic evidence from different population types of Formica ants. - Biol. J. Linn. Soc. 21: 331-348.

Prentice, H.C. 1992. The structure of morphometric and allozyme variation in relict populations of Gypsophila fastigiata (Caryophyllaceae) in Sweden. - Biol. J. Linn. Soc. 47: 197-216.

Rosengren, R. & Pamilo, P. 1983. The evolution of polydomy in mound-building Formica ants. - Acta entomologica Fennica 42: 65-77.

Stille, B. & Douwes, P. 1981. Forskning på gen-nivå. - Ent. Tidskr. 102: 1-4.

Swofford, D.L., & Selander, R.B. 1989. Biosys-1, release 1.7.

Tjeder, B. 1953. Såpört och gråa myror. - Dalarnas hembygdsbok 1953: 61-67.

Trivers, R. & Hare, H. 1976. Haplodiploidy and the evolution of social insects. - Science 191 (4224): 249-263.

Varvio, A. & Pamilo, P. 1980. A new buffer system with wide applications. - Isozyme Bull., 13:114.